

УДК 578.895.122.1

**ДАКТИЛОГИРИДЫ (MONOGENEA: DACTYLOGYRIDEA)  
С НЕТИПИЧНЫМ ЧИСЛОМ СРЕДИННЫХ КРЮЧЬЕВ,  
ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ.  
ОРИГИНАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ**

© П. И. Герасев

На основе оригинальных исследований представителей родов *Dactylogyrus*, *Anacanthorus*, *Trianchoratus* и *Schilbetrematoides* доказана гомологичность булавковидных структур и краевых крючьев в диске дактилогирид (s. s.). Рудименты срединных крючьев соответствуют острию срединного крючка.

Представители отр. Dactylogyridea Bychowsky, 1937 обычно имеют в прикрепительном диске две пары срединных крючьев (рис. 1, А). Два таксона дактилогирид (s. l.) Anacanthorinae Price, 1967 (без срединных крючьев) и Dactylogyridae sensu Bychowsky et Nagibina, 1978 (с одной парой дорсальных срединных крючьев), несут в прикрепительном диске 1—2 пары булавковидных образований (рис. 1, Б—Г). Последние принимаются или за связку краевого крючка (Гусев, 1955), или за рудимент краевого крючка (Герасев, 1981; Malmberg, 1990). Некоторые авторы сначала трактовали их как настоящие краевые крючья (Kritsky, Thatcher, 1974, 1976), а в последующем — как рудименты срединных (Kritsky, Boeger, 1989).

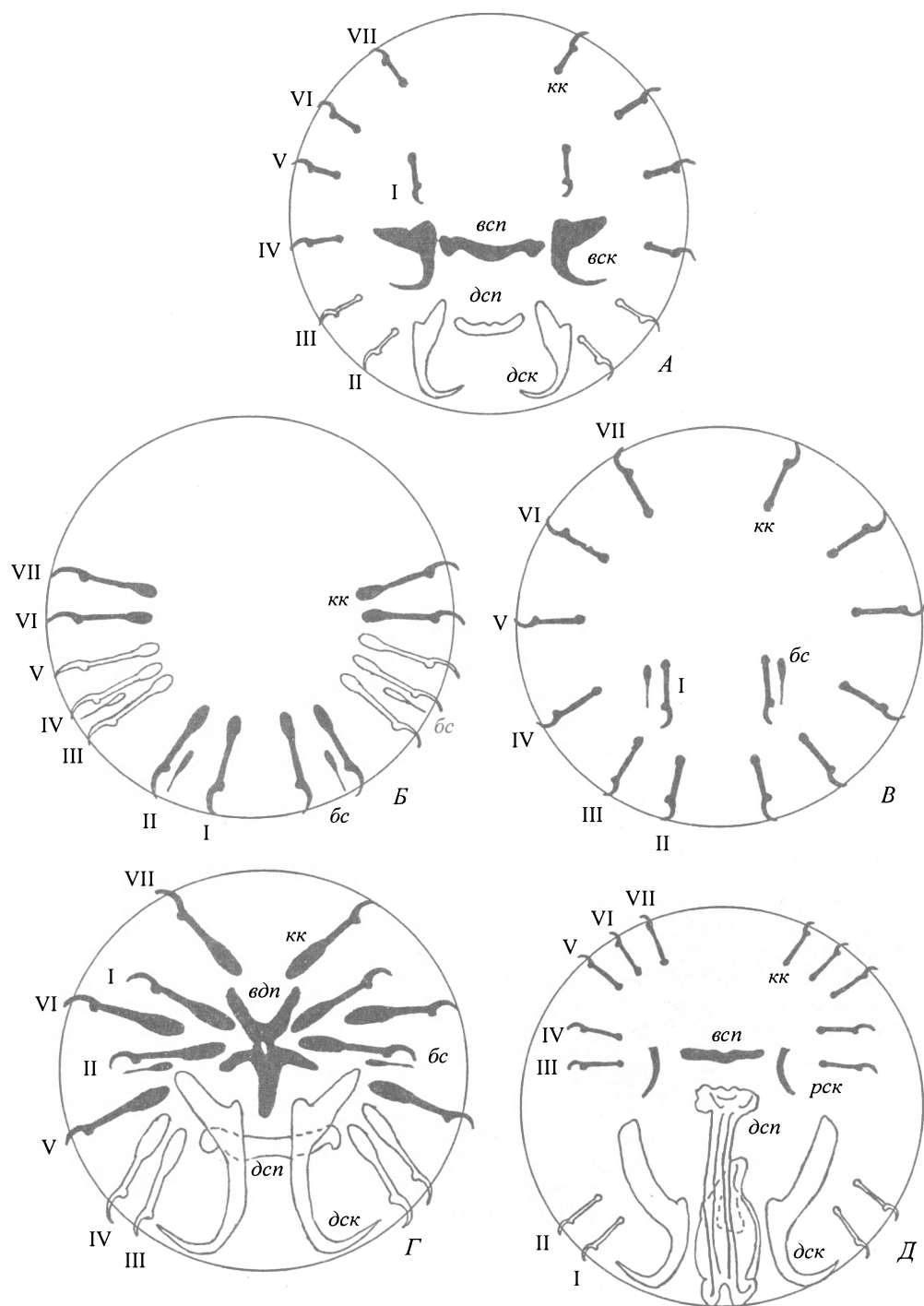
По литературным данным, единственный представитель *Schilbetrematoides* Kritsky et Kulo, 1992 (рода, несомненно, производного от *Schilbetrema* Paperna et Thurston, 1968 с четырьмя срединными крючьями) имеет в диске только одну пару дорсальных срединных крючьев и одну пару булавковидных образований, что вроде бы соответствует диску Dactylogyridae (s. s.) (рис. 1, Г).

Настоящее сообщение посвящено проверке ряда литературных данных, изложению оригинальных результатов и обсуждению вопроса гомологизации булавковидных структур с краевыми или срединными крючьями.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вопрос гомологизации рудиментов срединных крючьев (anchors; здесь и далее по: Гусев, 1978), булавковидных (pins) структур и краевых крючьев (hooks) в прикрепительном диске (haptor) дактилогирид (s. l.) является ключевым для построения системы и филогении отряда. Рассмотрим несколько примеров описаний этих структур, вариантов их интерпретации и приведем собственные описания этих образований.

Гусев (1978, с. 128—135), детально проанализировав эту проблему, приводит оригинальные зарисовки булавковидных структур дактилогирисов (s. l.) (рис. 2, А) и рудимента срединного крючка у *Trianchoratus* sp. (рис. 2, Б). При этом он отмечает «очевидность их общего сходства», зарисовав рудимент срединного крючка несколько похожим на булавку. Связку булавки Гусев изобразил в виде двух нитей, которые несколько напоминают нити, иногда располагающиеся у рудимента срединного крючка. Более того, оба образования (булавку и рудимент) он разместил на рисунках



сходным образом по отношению к краевому крючку (рис. 1, А, Б). Поэтому вопрос о происхождении булавковидных структур Гусев (1978, с. 130) оставляет открытым, подчеркивая, что «выявление природы ... [этих] образований имеет большое значение, если будет доказана их самостоятельность и полностью отвергнута „сухожильная” версия», автором которой он и является (Гусев, 1955).

Однако описания рудимента срединного крючка у *Trianchoratus aecleithrium* (Mizelle, Kritsky, 1969; Gelnar, 1989) убедительно показывают, что он отличается от булавковидных структур (рис. 2, В, Г). Более того, совершенно очевидно, что рудимент срединного крючка соответствует лезвию (point) этого органа прикрепления, закладывающемуся в онтогенезе (Гусев, 1955; Быховский, 1957; и др.).

Мы переисследовали коллекционный материал по *Trianchoratus* sp., хранящийся в ЗИН РАН, и подтверждаем данные Майзеля, Критски и Гельнара (рис. 2, Д). Анализируемые структуры длиннее краевого крючка и в два раза шире рукоятки (handle) последнего. Таким образом, по литературным и нашим данным, иголки в диске *Trianchoratus* spp. являются рудиментами срединных крючьев и не гомологичны булавковидным структурам дактилогиров.

Благодаря любезности д-ра Д. Критски и хранителя Национальной паразитологической коллекции США д-ра Э. Хоберга, в наше распоряжение были представлены 3 препарата *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus*, маркированные следующим образом: «*Schilbetrematoides pseudodactylogyrus* Kritsky and Kulo, Gills, *Schilbe mystus* (Linnaeus), 98094, Mono River, Kolokope, Togo, m 1583-73 (-74-75). PARATYPE» (номера фломастером на предметном стекле: 9, 10, 14).

Хитиноидные структуры червя на препарате m 1583-75 (№ 14), к сожалению, интерпретировать затруднительно. Однако на препаратах № 9 и 10 все твердые структуры диска просматриваются хорошо (микроскоп Amplival, фазово-контрастное устройство, увеличение 100 × 20). Более того, рисунки 8 и 9 из статьи Критского и Куло (Kritsky, Kulo, 1992) соответствуют особи на препарате № 9. Как правильно указали авторы рода и вида, вентральная соединительная пластинка диска (ventral bar) у моногеней с этого препарата ориентирована продольной осью перпендикулярно плоскости препарата. Рядом с ней авторы зарисовали типичную булавковидную структуру (4 «А» американских авторов), характерную для представителей Dactylogyridae sensu Bychowsky et Nagibina, 1978 и Acanthorinae Price, 1967 (рис. 3, А). Однако, по нашим данным, эти хитиноидные образования у *S. pseudodactylogyrus* на препаратах № 9 и 10 (рис. 3, Б, В) по морфологии соответствуют рудименту срединного крючка, описанному для *Trianchoratus* (рис. 3, В—Д) (Mizelle, Kritsky, 1968; Gelnar, 1989) и для *Pseudodactylogyroides* (Ogawa, 1986) (рис. 3, Г). В последнем случае он окружен «чехлом». На препарате № 10 спереди от вентральной соединительной пластинки диска исследуемая структура представлена серповидной иглой в «чехле» и полностью соответствует рудименту срединного крючка (Ogawa, 1986; Gelnar, 1989, и мн. др.) или лезвию, срединного крючка, закладывающемуся в онтогенезе (Гусев, 1955; Быховский, 1957, и др.). Показательно, что у *Schilbetrematoides* анализируемые структуры диска в своей проксимальной части как минимум в 2 раза шире, чем рукоятка краевого крючка, и в полтора раза длиннее. Мы считаем, что у этого вида имеется пара рудиментов срединных крючьев, а отнюдь не булавковидных структур. Ошибочное описание этих образований (Kritsky, Kulo, 1992) как булавок, характерных, например, для дактило-

Рис. 1. Схемы организации прикрепительного диска некоторых дактилогирид (s. l.): А — типичный представитель дактилогирид (s. l.) с четырьмя срединными крючьями; Б, В — *Anacanthorinae*: Б — *Anacanthorus* spp., В — *Anacanthoroides mizelle*; Г — *Dactylogyrus* spp.; Д — *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus*.

бс — булавковидная структура; вск — вентральный срединный крючок; веп — вентральная соединительная пластинка; деп — дополнительная вентральная пластинка; дск — дорсальный срединный крючок; деп — дорсальная соединительная пластинка; кк — краевой крючок; рск — рудимент срединного крючка; черный цвет — вентральные структуры диска, белый — дорсальные; I—VII — номера пар краевых крючьев; масштабная линейка равна 10 мкм.

Fig. 1. Schemes of haptor organization of some dactylogyrids (s. l.).

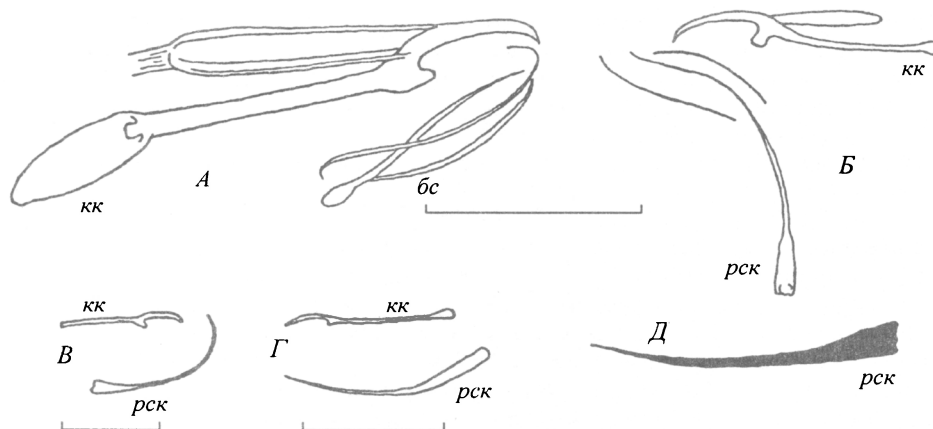


Рис. 2. Булавковидная структура, рудимент срединного крючка и краевой крючок у *Dactylogyrus* spp.: А — по: Гусев, 1978; у *Trianchoratus* spp.: Б — по: Гусев, 1978; В — по: Mizelle, Kritsky, 1969; Г — по: Gelnar, 1989; Д — оригинал.

Обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. Pin, rudiment of anchor and hook in *Dactylogyrus* spp.

гирусов (s. l.), очевидно, связано с тем, что на препарате № 9 одно из них видно в необычном ракурсе, что и изображено авторами на рис. 9.

Уникальность *S. pseudodactylogyrus* (рис. 1, Д) заключается в сочетании рудиментов вентральных срединных крючков, топографически связанных с вентральной соединительной пластинкой, и с присутствием в диске гигантской дорсальной пластинки сложной формы, беспрецедентной для дактилогирид (s. l.).

Для сем. *Dactylogyridae sensu* Vychowsky et Nagibina, 1978 характерно наличие в диске пары булавок, расположенных рядом со второй (Llewellyn, 1963) парой краевых крючков (рис. 1, Г). Булавковидные образования, так же как и 5 из 7 пар краевых крючков, направлены на вентральную сторону диска. По нашим многочисленным наблюдениям, на живом материале и постоянных препаратах это образование у палеарктических и амуро-китайских дактилогирисов представляет собой нитевидную структуру с расширенной базальной частью (рис. 4, А, Б). Последняя весьма напоминает закладывающуюся рукоятку краевого крючка (handle) у дактилогирисов или конечную часть стержня (pivot) краевого крючка у дактилогирид с 4 срединными крючками. У большинства представителей последних рукоятка краевого крючка не формируется, и они остаются на эмбриональном уровне развития. Показательно, что у вышедшей из яйца личинки дактилогирисов (онкомирацидия) длина эмбриональных краевых крючков отличается у разных видов. Но в этой же пропорции от вида к виду меняется и длина их булавковидных структур (Герасев, 1981).

При исследовании прикрепительного диска у живых дактилогирисов и на тотальных препаратах выявлен факт топографической и, по-видимому, механической связи (рис. 1, Г) рудиментов краевых крючков (булавок) со II парой краевых крючков (Гусев, 1955; Герасев, 1981). Судя по рисункам анаканторин (Kritsky, Thatcher, 1974, 1976) и препаратам *Anacanthorus* spp. (обменный дар д-ра Д. Критски ЗИН РАН, номера препаратов по коллекционному журналу: 11898—11943), это же явление имеет место и у анаканторин, не имеющих срединных крючков. Маловероятность функциональной связи «рудиментов срединных крючков» (=булавковидных структур) и действительных краевых крючков очевидна. «Связь» краевых крючков и их рудиментов объяснима их общим происхождением из онхобластов, формирующих краевые крючья (Lyons, 1966; Wiskin, 1970; Kearn, Gowing, 1990).

У большинства исследованных видов дактилогирид (s. s.) булавковидная структура обладает связкой, места закрепления которой варьируют от вида к виду. Но она всегда

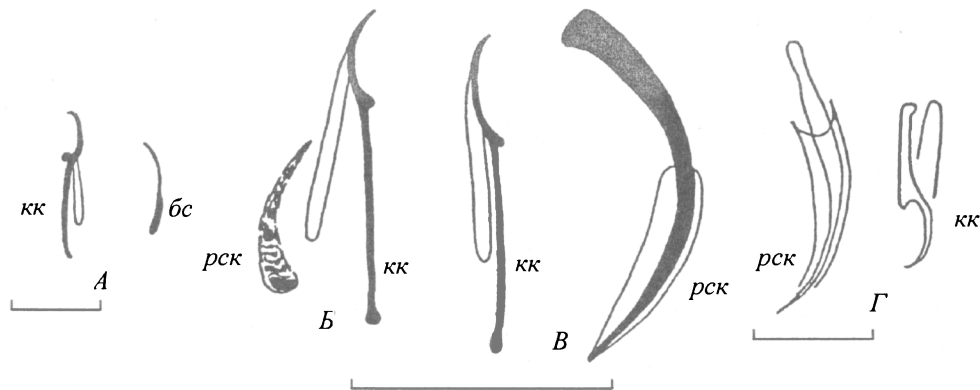


Рис. 3. Булавковидная структура, рудимент срединного крючка и краевой крючок у *Schilbetrematoides pseudodactylogyus*: А — по: Kritsky, Kulo, 1992; Б, В — оригиналы; у *Pseudodactylogyroides apogonis*: Г — по: Ogawa, 1986.

Обозначения, как на рис. 1.

Fig. 3. Pin, rudiment of anchor and hook in *Schilbetrematoides pseudodactylogyus*.

имеет форму петли, прилегающей к тонкой части булавки. В этом случае утолщенная часть булавки имеет вытянутую форму. Если же связка прикрепляется в области острия булавки и ее головки, то последняя чаще имеет округлую форму (рис. 4, А, Б). Иногда у живых червей внутри связки булавки просматривается тонкая перепонка.

Булавковидные структуры дактилогирид (s. s.) способны к независимому от II пары краевых крючков выдвиганию из диска колюще-скребущим движением или чаще колющим ударом. Этот факт закрывает предположение об их «связочной» для краевого крючка (Гусев, 1955) природе. При выдвигании булавки из диска ее связка перемещается по ней, наполняя на дистальную нитевидную часть (рис. 4, Б).

Краевые крючья моногеней и, в частности дактилогирид (s. l.), типичного неартикулирующего типа (последний характерен, например, для гиродактилид) обладают ложкообразной связкой (looper, domus). Она представлена нитевидной петлей, имеющей тонкую перепонку, выгнутую наружу. Связка краевого крючка прилегает к наружной стороне лезвия (blade) крючка и при его выдвигании скребуще-колющим движением

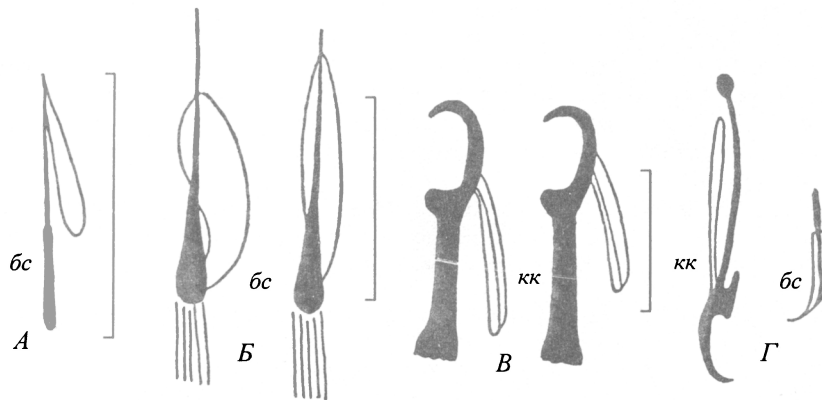


Рис. 4. Булавковидная структура и краевой крючок у *Dactylogyus* spp.: А — оригинал; Б, В — по: Герасев, 1981 (левая часть Б, В — до выдвигания из диска, правая — после выдвигания); у *Anacanthorus colombianus*: Г — по: Kritsky, Thatcher, 1974.

Обозначения, как на рис. 1.

Fig. 4. Pin and hook in *Dactylogyus* spp.

из диска наползает на кончик лезвия (рис. 4, В). Более того, возвращение краевого крючка в исходную позицию возможно только после перемещения связки к основанию лезвия. К связке краевого крючка крепится мышечный пучок (Герасев, 1981, рис. 14).

У живых червей иногда можно наблюдать прикрепление мышц к расширенной части булавок (рис. 4, Б). Подобное прикрепление мышц к концу рукоятки краевых крючков выявлено на гистологических срезах дактилогирусов (Герасев, 1981, рис. 14).

В свою очередь, срединные крючья дактилогирид (s. s.) также обладают связкой (wing). Последняя, однако, при выдвижении этих крючков из диска «поднимется» по стержню (shaft) крючка к его базальной части (base). По нашим данным, связка срединных крючков образует «окно», через которое крючок выдвигается из диска. Она удерживает крючок в вонзенном состоянии с помощью мышц, крепящихся к ее базальной части (Герасев, 1977, рис. 1, 2; 1981, рис. 12, 13, 17).

Таким образом, булавовидные структуры дактилогирусов (s. l.) по морфологии собственно булавки и ее связки, а также перемещению связки при выдвижении булавки из диска, соответствуют краевому крючку и его связке, а не рудименту срединного крючка. Чехлообразную структуру, отмеченную вокруг рудимента срединного крючка у *Pseudodactylogyroides* (Ogawa, 1986) и *Schilbetrematoides* (настоящее сообщение), скорее всего, нужно трактовать как какую-то формообразующую структуру, так как она не соответствует связке срединного крючка.

Интерпретация булавок (рис. 4, Б, В) в диске *Anacanthorinae* Price, 1967, как уже отмечалось выше, претерпела определенную трансформацию — от описания их как вполне сформированных краевых крючков до гомологизации их с рудиментами срединных. Однако рисунки булавок (Kritsky, Thatcher, 1974, 1976) и наше исследование препаратов *Anacanthorus* spp. свидетельствуют о том, что эти образования в диске анаканторин являются типичными булавовидными структурами, морфология которых не соответствует рудиментам срединных крючков.

По нашим и литературным данным (Kritsky e. a., 1992; Van Every, Kritsky, 1992), у разных видов рода *Anacanthorus* длина булавовидных структур пропорциональна длине краевых крючков, что соответствует размерным соотношениям этих образований в диске личинки и постларвы дактилогирусов (s. l.). Таким образом, булавки анаканторин гомологичны подобным структурам дактилогирид (s. s.) и краевым крючкам.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя оригинальные данные по: 1) морфологии булавовидных структур (pins) дактилогирид (s. s.); 2) строению связок (domus) и их перемещениям у булавок и краевых крючков (hooks); 3) прикреплению мышц к булавке и рукоятке краевого крючка; 4) переописанию булавок у *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus* как рудиментов срединных крючков (anchors), а также 5) морфологии рудимента срединных крючков у *Trianchoratus* spp. нужно констатировать, что булавовидные структуры гомологичны краевым крючкам, а рудименты срединных — острию (point) этих крючков.

Автор признателен д-ру Д. Критски (D. Kritsky) и д-ру Э. Хобергу (E. Hoberg) за обменный дар 45 препаратов *Anacanthorus* spp. и возможность изучить 3 препарата *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus* Kritsky et Kulo, 1992.

Автор благодарен РФФИ за финансовую поддержку, проект 97-04-48982.

#### Список литературы

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Наука, 1957. 509 с.
- Герасев П. И. Механизм прикрепления *Dactylogyrus extensus* и *D. achmerowi* (Monogenoidea) к жабрам хозяина // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 6. С. 513—519.
- Герасев П. И. Мышечные системы прикрепительных дисков и механизм прикрепления некоторых дактилогирусов (Monogenea, Dactylogyridae) // Паразитол. сб. 1981. Т. 30. С. 190—205.

- Гусев А. В. Моногенетические сосальщики реки Амур // Тр. ЗИН АН СССР. 1955. Т. 19. С. 173—399.
- Гусев А. В. Monogeneoidea пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция // Паразитол. сб. 1978. Т. 28. С. 96—198.
- Gelnar M. The morphology of *Trianchoratus aecleithrium* Price et Berry, 1966 (Dactylogyridae, Monogenea) from a new host *Trichogaster trichopterus trichopterus* (Pallas, 1777) // Folia Parasitol. 1989. Vol. 35. P. 7—11.
- Kearn G. C., Gowing R. Vestigial marginal hooklets in the oncomiracidium of the microbothriid monogenean *Leptocotyle minor* // Parasitol. Res. 1990. Vol. 76. P. 406—408.
- Kritsky D. C., Boeger W. A. The phylogenetic status of the Ancyrocephalidae Bychowsky, 1937 (Monogenea: Dactylogyridae) // J. Parasitol. 1989. Vol. 75. P. 207—211.
- Kritsky D. C., Boeger W. A., Van Every L. R. Neotropical Monogeneoidea. 17. *Anacanthorus Mizelle* and Price, 1965 (Dactylogyridae, Anacanthorinae) from characoid fishes of the Central Amazon // J. Helminthol. Soc. Wash. 1992. Vol. 59. P. 25—51.
- Kritsky D. C., Kulo S.-D. *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus* gen. et sp. n. (Monogeneoidea, Dactylogyridae, Ancyrocephalinae) from the gills of *Schilbe intermedius* (Siluriformes, Schilbeidae) in Togo, Africa // J. Helminthol. Soc. Wash. 1992. Vol. 59. P. 195—200.
- Kritsky D. C., Thatcher V. E. Monogenetic trematodes (Monopisthocotylea: Dactylogyridae) from freshwater fishes of Colombia, South America // J. Helminthol. 1974. Vol. 48. P. 59—66.
- Kritsky D. C., Thatcher V. E. New monogenetic trematodes from freshwater fishes of Western Colombia with the proposal of *Anacanthoroides* gen. n. (Dactylogyridae) // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1976. Vol. 42. P. 129—134.
- Llewellyn J. Larvae and larval development of monogeneans // Advan. Parasitol. 1963. Vol. 1. P. 287—326.
- Lyons K. M. The chemical nature and evolutionary significance of monogenean attachment sclerites // Parasitology. 1966. Vol. 56. P. 63—100.
- Malmberg G. On the ontogeny of the haptor and the evolution of the Monogenea // System. Parasitol. 1990. Vol. 17. P. 1—65.
- Mizelle J. D., Kritsky D. C. Studies on monogenetic trematodes. XXXIX. Exotic species of Monopisthocotylea with the proposal of *Archidiplectanum* gen. n. and *Longihaptor* gen. n. // Amer. Midl. Natur. 1969. Vol. 81. P. 370—386.
- Ogawa K. *Pseudodactylogyroides* gen. n. (Monogenea: Ancyrocephalidae, Pseudodactylogyrinae subf. n.), with a redescription of *P. apogonis* (Yamaguti, 1940) comb. n. // Zool. Sci. 1986. Vol. 3. P. 181—185.
- Van Every L. R., Kritsky D. C. Neotropical Monogeneoidea. 18. *Anacanthorus Mizelle* et Price, 1965 (Dactylogyridae, Anacanthorinae) of piranha (Characoidea, Serrasalminidae) from the Central Amazon, their phylogeny, and aspects of host-parasite coevolution // J. Helm. Soc. Wash. 1992. Vol. 59. P. 52—75.
- Wiskin M. The oncomiracidium and post-oncomiracidial development of the hexabothriid monogenean *Rajonchocotyle emarginata* // Parasitology. 1970. Vol. 60. P. 457—479.

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Поступила 7 V 2001

# DACTYLOGYRIDS (MONOGENEA: DACTYLOGYRIDEA) WITH UNUSUAL NUMBER OF THE ANCHORS, THEIR ORIGIN AND PHYLOGENETIC SIGNIFICANCE ORIGINAL DATA

P. I. Gerasev

**Key words:** *Dactylogyrus*, *Anacanthorus*, *Trianchoratus*, *Schilbetrematoides*, hooks, anchors, pin structure

## SUMMARY

The haptors *Dactylogyrus* spp., *Anacanthorus* sp., *Trianchoratus* sp. and *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus* are investigated. On the base of the morphology, transfer of the *domus*, etc. a homology of the hooks in dactylogyrids (s. s.) and the pin-like structures (4 «A») in the haptor of Anacanthorinae and Dactylogyridae sensu Bychowsky et Nagibina, 1978 is demonstrated. The vestiges of the anchors in the haptor of dactylogyrids (s. l.), according to morphological data, correspond to the point of anchor formed during the ontogenesis. In *S. pseudodactylogyrus* the pins are redescribed as typical vestiges of the anchors.